动 物 学 研 究 2003, Dec. 24 (6): 413~420 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

中国灵猫科的支序系统学分析

霍 晟[1,2], 杨君兴[1], 向左甫[1], 马世来[1,3]
(1. 中国科学院昆明动物研究所, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100031)

摘要: 选取分布于中国境内的8属9种灵猫科动物的88个骨骼性状、31个外部形态性状和1个行为性状, 运用替代外群法分别以赤狐 (犬科狐属) 和青鼬 (鼬科貂属) 共同或单独作为外群进行支序分析, 得出10个支序图, 其步长 (TL) 为106~136, 一致性指数 (CI) 为0.581~0.660, 保留指数 (RI) 为0.610~0.714。经合意分析得到4个相似的支序图, 其TL为41~136, CI为0.581~0.732, RI为0.610~0.818, 结果支持: ①斑灵狸、大灵猫、小灵猫构成一个单系群, 与传统分类一致 (均属灵猫亚科); ②椰子狸、花面狸、熊狸构成一个单系群, 与传统分类一致 (均属长尾狸亚科); ③红颊獴、食蟹獴与灵猫科其他种为姐妹群关系 (Bootstrap检验支持率100%), 建议獴类为一亚科; ④长颌带狸拥有较多自近裔性状如三个门齿孔, 是一个高度特化的种类, 其系统地位有待进一步研究。

关键词: 灵猫科; 獴类; 支序分析; 系统发育; 中国
中图分类号: Q959.838 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2003)06-0413-08

Cladistic Analysis of the Family Viverridae (Carnivora) from China

HUO Sheng[1,2], YANG Jun-xing[1], XIANG Zuo-fu[1], MA Shi-lai[1,3]
(1. *Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650223, *China*;
2. *Graduate School, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100031, *China*)

Abstract: A total of 88 variable osteological characters, 31 external characters and 1 behavior character were found among the nine species of family Viverridae in China which belong to eight genus respectively. Ten cladograms were generated with tree lengths (TL) 106-136, consistency indices (CI) 0.581-0.660 and retention indices (RI) 0.610-0.714 using outgroup substitution method when the species *Vulpes vulpes* and *Martes flavigula* were combined as the outgroup or either of them as the sole outgroup alternatively. After using consensus techniques, we obtained four similar cladograms which were TL 41-136, CI 0.581-0.732 and RI 0.610-0.818. Evidendce is presented to support the following hypotheses: ① *Prionodon pardicolor*, *Viverra zibetha* and *Veverricula indica* form a monophyletic group. It's consistent with the traditinal taxonomy arrangement in which the three species belong to Viverrinae. ② *Paradoxurus hermaphroditus*, *Paguma larvata* and *Arctictis binturong* form a monophyletic group. It's consistent with the traditinal taxonomy arrangement in which the three species belong to Paradoxurinae. ③ The clade of *Herpestes javanicus* and *H. urva* is the sister group of other species of Viverridae in China. The bootstrap tests support this outcome by 100%. Our result suggest that the mongoose should be arrange as a subfamily Herpestinae. ④ *Chrotogale owstoni* is a highly specialized species owing to having several peculiar character status such as three incisive foramen. Its taxonomic position would be resolved as more species of the family Viverridae are included in future studies.

Key words: Viverridae; Mungooses; Cladistic analysis; Phylogeny; China

灵猫科是一支主要分布于热带亚热带地区的比较原始的中小型食肉兽类群。现生种类在足型特征、头骨、牙齿结构、生活习性等方面存在很大差异, 在食肉目各科中比较突出, 中国分布有9属11

收稿日期: 2003-05-07; 接受日期: 2003-09-28
基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-1-06A)
3. 通讯作者 (Corresponding author), 昆明市教场东路32号 650223, Tel: 0871-5198812, E-mail: masl@mail.kiz.ac.cn

种（Wang & Fu，1987）。关于灵猫科的分类历来争议较多，主要的争议是獴类的分类地位问题。Ellerman & Morrison-Scott（1951）认为獴类为一个亚科，隶属灵猫科；Wang & Fu（1987）则把獴类作为一个属，仍归属灵猫科；但更多学者把獴类单列为一个科（Honacki et al，1982；Corbet & Hill，1992；Wilson & Reeder，1993）。

传统分类的方法一般以数个特异性较强的形态或骨骼特征作分类的主要依据。由于趋同进化等因素的干扰，故而分类学家们对动物各性状的看法不尽一致，使得许多分类学的问题长期悬而未决（Zhang，1994）。我们试图依据一百多个形态性状，引入支序系统学的方法，对分布于中国的灵猫科动物进行系统发育分析，并为重建目标分类单元的系统发育关系找出新的证据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

以中国有分布的灵猫科 8 属 9 种为研究对象，以食肉目鼬科貂属青鼬和犬科狐属赤狐分别作为第一和第二外群，观察标本来自中国科学院昆明动物研究所兽类标本馆（表 1）。

1.2 方法

表 1 中国灵猫科动物及青鼬、赤狐头骨标本

Table 1 Skull specimens examined in species of Viverridae and *Martes flavigula* and *Vulpes vulpes* from China

Species 种名	标本数 No. of specimens
内群	
Chrotogale owstoni（长颌带狸）	2
Arctictis binturong（熊狸）	1
Paguma larvata（花面狸）	21
Paradoxurus hermaphroditus（椰子狸）	4
Prionodon pardicolor（斑灵狸）	1
Viverra zibetha（大灵猫）	23
Veverricula indica（小灵猫）	11
Herpestes javanicus（红颊獴）	3
H. urva（食蟹獴）	3
外群	
Martes flavigula（青鼬）	13
Vulpes vulpes（赤狐）	8

理论上外群的选择可以是任意的（Wiley et al，1991）。为了避免外群进化级别高于内群而导致性状极化倒向，故采用双外群法。为了在不同条件下检验分析结果，研究中使用替代外群法来进行多外群的验证。本研究中，内群多数性状都能被极化。因此，虽然没有采用近缘属而是采用同一目其他科的种作为外群，但这样做不会影响分析结果。

为避免标本采集地的不同对分析结果的影响，多数性状选用较为稳定的骨骼性状（附录 1：1－88），长度比例性状用电子游标卡尺测量。活体外形及行为性状引自文献记载（附录 1：89－120）。运用外群比较法对多态性状进行极化（Maddison et al，1984），得到 14 个多态性状与 106 个二岐性状（附录 1，表 2）。

使用软件 PAUP（Version 3.1.1）对 120 个性状状态（表 2）进行支序系统学分析得到无根树，在 Windows 中导出并用软件 Treeview（Version 1.6.1）进行编辑。每一条件下均分别用“Heuristic”与“Branch and Bound”两命令进行分析，结果均相同；并对其进行“Bootstrap”检验（Number of Bootstrap Replicates = 1 000）。如结果为多个树，运用程序中的“Compute Consensus”命令，得出合意树并用“Bootstrap”命令进行检验，分别选“Heuristic”与“Brunch and Bound”命令，重复 1 000 次，分别得出有序和无序条件下的合意树。

2 结 果

当赤狐与青鼬共同作为外群时，120 个性状中有 44 个性状可被极化，除去 16 个自近裔性状（3，10，18，21，40，56，57，65，67，91，107，109，111，112，113，119），28 个极化性状在性状有序条件下产生 2 个 44 步，CI 值为 0.727，RI 值为 0.818 的拓扑结构相同的树（图 1a）；在性状无序条件下产生 1 个 41 步，CI 值为 0.732，RI 值为 0.814 的树，其拓扑结构与图 1b 相同。当把假想外群的 76 个非极化性状编码为缺失性状“?”时，对 104 个性状做分析，结果见表 3，有序和无序条件下分别得出的合意树拓扑结构与图 1b 相同（支持百分比不同）。

当赤狐单独作为外群时，87 个性状可被极化，去掉 18 个自近裔性状（3，10，18，22，40，56，57，65，67，75，87，91，107，109，111，112，113，119），在性状有序和无序条件下分别产生

表 2 中国灵猫科 8 属和外群 2 属的性状状态分布

Table 2 Character state distribution for eight genus of Viverridae from China and two outgroup genus

类群 Taxon	性状演变系列 Transformation series 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Vulpes vulpes	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Martes flavigula	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Viverra zibetha	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Viverricula indica	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Prionodon pardicolor	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Paradoxurus hermaphroditus	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
Paguma larvata	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
Arctictis binturong	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	?	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Chrotogale owstoni	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0
Herpestes javanicus	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
H. urva	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
A	?	+	#	+	+	?	?	?	?	#	?	?	?	?	+	?	?	#	?	?	#	?	?	?	?	?	?	+	?	?
B	+	+	#	+	+	?	+	+	+	#	?	+	?	?	+	?	+	#	+	?	#	?	?	?	+	+	?	+	?	+
C	+	+	#	+	+	?	+	#	+	#	?	+	?	?	+	?	?	#	#	?	#	?	?	?	#	#	?	+	?	+

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Vulpes vulpes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Martes flavigula	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	01	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	1	?
Viverra zibetha	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Viverricula indica	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Prionodon pardicolor	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Paradoxurus hermaphroditus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Paguma larvata	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Arctictis binturong	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	?	1	0	0	0	1	1
Chrotogale owstoni	1	2	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1
Herpestes javanicus	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
H. urva	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
A	?	?	?	?	+	?	+	?	?	#	+	?	?	?	?	?	?	+	?	?	+	?	+	?	?	#	#	+	?	?
B	+	+	+	+	+	?	+	?	+	#	+	?	?	?	?	?	+	+	?	?	+	?	+	?	?	#	#	+	?	?
C	+	+	+	+	+	?	+	?	+	#	+	?	?	?	?	?	+	+	+	?	+	?	+	?	?	#	#	+	?	?

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Vulpes vulpes	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Martes flavigula	1	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Viverra zibetha	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Viverricula indica	2	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Prionodon pardicolor	2	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1
Paradoxurus hermaphroditus	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1
Paguma larvata	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	?	01	1	1	1	1	0	1	1	01	1	2	2	1	1	0	1
Arctictis binturong	1	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1	1	1	?	1	1	01	1	2	1	1	0	0	1
Chrotogale owstoni	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Herpestes javanicus	2	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1
H. urva	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1
A	?	?	?	?	#	?	#	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	+	?	?	?	+	?
B	+	?	+	?	#	+	#	+	+	?	+	+	+	?	#	?	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	#	+	+	?
C	+	+	?	?	#	#	#	+	+	?	+	#	+	?	+	?	#	+	+	+	#	+	?	#	+	+	+	+	+	?

（续下表）

（接上表）

类群 Taxon	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
	性状演变系列 Transformation series																													
Vulpes vulpes	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Martes flavigula	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Viverra zibetha	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Viverricula indica	0	0	1	?	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Prionodon pardicolor	0	0	1	2	2	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Paradoxurus hermaphroditus	0	1	1	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
Paguma larvata	0	1	1	?	?	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Arctictis binturong	0	1	1	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
Chrotogale owstoni	1	1	1	?	?	?	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Herpestes javanicus	0	?	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
H. urva	0	?	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
A	#	+	?	+	+	+	?	?	?	?	+	?	+	?	?	+	#	+	#	+	#	#	#	+	+	?	+	+	#	+
B	#	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	#	+	#	+	#	#	#	+	+	+	+	+	#	+
C	#	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	#	+	#	+	#	#	#	+	+	+	+	+	#	+

A 行为赤狐和青鼬共同作为外群；B 行为赤狐单独为外群；C 行为青鼬单独为外群。"+"表示可被极化；"#"表示自近裔性状；"?"表示非极化性状。

Row A represents the characters which can be polarized (= "+") by the outgroup *Vulpes vulpes* + *Martes flavigula*, row B by *V. vulpes*, and row C by *M. flavigula*. The symbol "#" denotes autopomorphic characters and the symbol "?" represents characters that are variable in the outgroups.

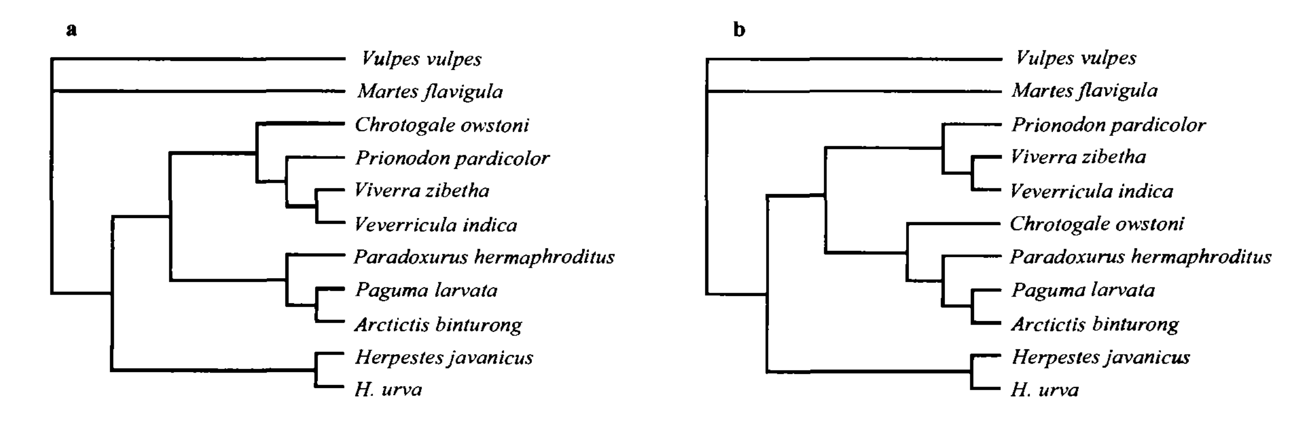


图 1 中国灵猫科动物以赤狐和青鼬为外群时在 28 个极化性状条件下产生的支序图

Fig.1 Cladograms of Viverridae in China produced from 28 polarized characters while *Vulpes vulpes* and *Martes flavigula* as outgroup

a. 有序条件下的第 1 个树，步长 = 44，CI = 0.727，RI = 0.818。

b. 无序条件下的树，步长 = 41，CI = 0.732，RI = 0.814；有序条件下的第 2 个树，步长 = 44，CI = 0.727，RI = 0.818。

a. The first cladogram with characters ordered: Tree length = 44 steps, CI = 0.727, RI = 0.818.

b. The cladogram with characters unordered: Tree length = 41 steps, CI = 0.732, RI = 0.814; The second cladogram with characters ordered: Tree length = 44 steps, CI = 0.727, RI = 0.818.

1 个树（表 3），两个树结构相同（图 2）。

当青鼬单独作为外群时，87 个性状可以被极化，去掉 25 个自近裔性状（3，8，10，18，19，21，25，26，40，56，57，65，66，67，72，77，81，84，91，107，109，111，112，113，119），在有序和无序条件下分别产生 2 个树和 1 个树（表 3），有序条件下得到的合意树与无序状态下得到的树拓扑结构相同（图 3，支持百分比不同）。

3 讨 论

最理想的外群为内群的姐妹群，姐妹群拥有最多的共近裔性状（Huang，1996）。本研究选择了不同属的类群作为外群，产生了较多的自近裔性状。支序分析过程中，当更换不同属的外群时，可极化

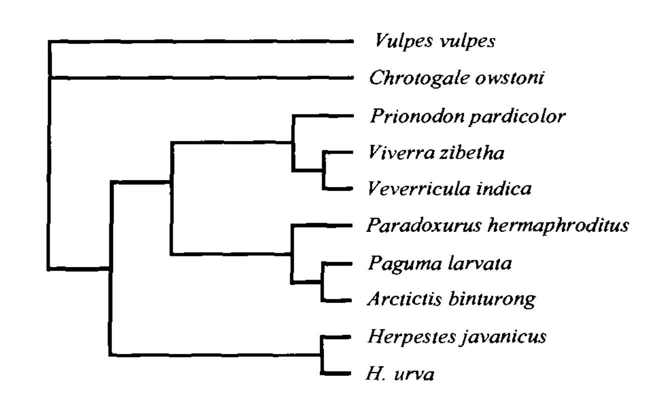


图 2　中国灵猫科动物以赤狐为外群时 69 个性状的支序图

Fig.2　Cladograms of Viverridae in China produced from 69 characters while *Vulpes vulpes* as outgroup

有序条件下：步长＝136，CI＝0.581，RI＝0.610；无序条件下：步长＝127，CI＝0.591，RI＝0.620。

Ordered: Tree length = 136 steps, CI = 0.581, RI = 0.610; Unordered: Tree length = 127 steps, CI = 0.591, RI = 0.620.

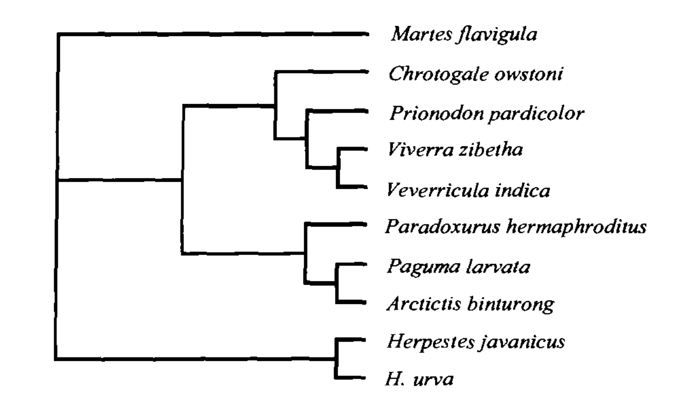


图 3　中国灵猫科动物以青鼬为外群时 62 个性状无序条件下的支序图

Fig.3　Cladograms of Viverridae in China produced from 62 unordered characters while *Martes flavigula* as outgroup

步长＝111，CI＝0.622，RI＝0.677。

Tree length = 111 steps, CI = 0.622, RI = 0.677.

表 3　中国灵猫科动物支序分析树状图参数表

Table 3　Indexes of cladograms for Viverridae from China using different outgroups

外群状况 State of outgroups	树的个数 No. of trees	步长 Tree length	性状数 No. of characters	一致性指数 Consistency index	保留指数 Retention index
性状演变系列有序 With multistate characters run as ordered					
A	2	110	104	0.655	0.714
B	1	136	69	0.581	0.610
C	2	118	62	0.619	0.672
性状演变系列无序 With multistate characters run unordered					
A	3	106	104	0.660	0.710
B	1	127	69	0.591	0.620
C	1	111	62	0.622	0.677

A：赤狐与青鼬共同作为外群（Outgroup consists of *Vulpes vulpes* and *Martes flavigula*）；B：赤狐单独作为外群（Outgroup consists of *V. vulpes* only）；C：青鼬单独作为外群（Outgroup consists of *M. flavigula* only）。

性状发生较大的改变，这表明当选择亲缘关系较远的类群作外群时，结果的不确定性增大。将外群编码为缺失性状后 CI 值并未升高。通常情况下外群编码为缺失性状时，因为程序自动基于内群给予外群节点最简约状态，CI 值会升高（参见 Yang & Winterbottom，1998）。

图 1 中，26 个共近裔性状（6，11，13，14，16，20，22，23，24，27，29，36，38，44，46，50，52，54，55，59，60，64，70，76，90，93）支持内群构成一个单系群。在性状无序条件下，7 个共近裔性状（4，28，53，97，99，100，110）和 14 个非同源性状（5，17，49，68，86，92，98，100，101，102，103，104，105，106）支持斑灵狸、大灵猫、小灵猫构成一个单系群；3 个共近裔性状（39，92，96）和 2 个非同源性状（74，115）支持椰子狸、花面狸、熊狸、长颌带狸构成一个单系群；10 个共近裔性状（12，15，33，48，51，89，108，116，117，120）和 38 个非同源性状（1，2，7，8，9，18，19，25，26，30，65，66，69，71，74，77，79，80，82，88，89，91，92，94，95，96，98，102，104，105，106，108，112，114，115，116，117，120）支持红颊獴和食蟹獴构成一个单系群。红颊獴和食蟹獴为内群其余种类的姐妹群，Bootstrap 检验支持率 100%。2 个

共近裔性状（96，118）和11个非同源性状（71，74，78，80，94，95，96，98，102，104，106）支持椰子狸、花面狸、熊狸构成一个单系群。图1a中，长颌带狸与斑灵狸、大灵猫、小灵猫聚在一起作为花面狸、熊狸、椰子狸分支的姐妹群。图1b中，长颌带狸与椰子狸、花面狸、熊狸聚在一起，作为大灵猫、小灵猫和斑灵狸的姐妹群。这是由于长颌带狸拥有较多的自近裔性状［1（0），2，8，18，19，25，26，66，77，91，112］与非同源性状（9，30，71，78，80，98，102，104，105，106，114）。

图2中，斑灵狸、大灵猫、小灵猫；椰子狸、花面狸、熊狸；红颊獴和食蟹獴仍分别构成三个单系群。红颊獴、食蟹獴为内群其余种类的姐妹群，Bootstrap检验支持率100%。但长颌带狸系统地位升高，为所有其余研究内群的姐妹群。研究中发现长颌带狸的头骨吻部细长，形状与赤狐类似；鼻骨与下门齿有数个性状非常相似。考虑到二者的亲缘关系较远，所以这可能是平行进化的结果。此外，长颌带狸的第二、三、四上前臼齿结构极为相似，分化不明显；具三个门齿孔，这提示长颌带狸可能是一个高度特化的种，其系统地位有待进一步研究。

图3中，长颌带狸、大灵猫、小灵猫、斑灵狸和椰子狸、花面狸、熊狸和红颊獴、食蟹獴分别构成三个单系群；红颊獴、食蟹獴为内群其余种类的姐妹群，Bootstrap检验支持率100%。性状有序合意树中，大灵猫、小灵猫、斑灵狸之间的关系未解决。对性状进行极化时需要确定该性状状态是原始的还是衍生的，由于我们有时对此不能做出正确的判断（Chen & Chen，2001），故而我们令性状有序影响了灵猫亚科各属种的关系。

综上所述，对分布于中国的灵猫科动物的系统发育可归纳为以下4点：①斑灵狸、大灵猫、小灵猫构成一个单系群，这与传统分类的安排一致（均属灵猫亚科 Viverrinae）。②椰子狸、花面狸、熊狸构成一个单系群，这与传统分类的安排一致（均属长尾狸亚科 Paradoxurinae）。③红颊獴、食蟹獴与灵猫科其他种为姐妹群关系，Bootstrap检验支持率100%。研究结果建议獴类为一亚科。④长颌带狸由于拥有较多自近裔性状如三个门齿孔，是一个高度特化的种类，因此它的系统地位有待进一步研究。

致谢：中国科学院昆明动物研究所李崇云女士（兽类标本馆）在标本观察过程中给予了大力支持与协助，王应祥和叶智彰研究员在性状选择与识别过程中不吝赐教，陈小勇博士（第一研究室鱼类组）指导PAUP软件的学习和使用，在此一并表示由衷的感谢！

参考文献：

Allen GM. 1938. The Mammals of China and Mongolia [M]. New York: The American Museum of Natural History.

Chen ZM, Chen YF. 2001. Phylogeny of the Specialized Schizothoracine Fishes (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae) [J]. *Zoological Studies*, **40** (2): 147-157.

Corbet GB, Hill JE. 1992. The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review [M]. Oxford: Oxford University Press.

Ellerman JR, Morrison-Scott TCS. 1951. Checklist Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946 [M]. London: Tonbridge Printers LTD.

Honacki JH, Kinman KE, Koeppl JW. 1982. Mammalian Species of the World [M]. Lawrence, Kansas: Assoc. Syst. Collections.

Huang DW. 1996. An Introduction to Cladistics [M]. Beijing: China Agriculture Press. ［黄大卫. 1996. 支序系统学概论. 北京：中国农业出版社.］

Lariviere S, Pasitschniak-Arts M. 1996. *Vulpes vulpes* [Z]. Mammalian Species (Published by American Society of Mammalogists), (537): 1-11.

Ma SL, Ma XF, Shi WY. 2001. China Mammal Tracking [M]. Beijing: China Forestry Publishing House. ［马世来，马晓峰，石文英. 2001. 中国兽类踪迹指南. 北京：中国林业出版社.］

Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR. 1984. Outgroups analysis and parsimony [J]. *Systematic Zoology*, **33**: 83-103.

Wang YX, Fu YY. 1987. Family Viverridae [A]. In: Gao YT, et al. Fauna Sinica, Mammalia, Vol.8: Carnivora [M]. Beijing: Science Press. 245-308. ［王应祥，傅毅远. 1987. 灵猫科. 见：高耀亭，等. 中国动物志兽纲第八卷食肉目. 北京：科学出版社. 245-308.］

Wiley EO, Seigel-Causey D, Brooks DR, Funk VA. 1991. The Compleat Cladist, Museum of Natural History Dyche Hall [M]. Lawrence, Kansas: The University of Kansas.

Wilson DE, Reeder DM. 1993. Mammal Species of the World, 2-edition [M]. Washington: Smithsonian Institution Press.

Yang JX, Winterbottom R. 1998. Phylogeny and zoogeography of the cyprinid genus *Epalzeorhynchos* Blecker (Cyprinidae: Ostariophysi) [J]. *Copia*, **1**: 48-63.

Zhang YP. 1994. Some issues in molecular systematics [J]. *Zool. Res.*, **15** (1): 1-10. ［张亚平. 1994. 分子分类的若干问题. 动物学研究，**15** (1): 1-10.］

附录 1 用于支序系统分析的灵猫科动物和外群的性状[1]

Appendix 1 Characters used in cladistic analysis of Viverridae and outgroups[1]

鼻骨（Nasal）——赤狐、长颌带狸鼻骨显著地修长（1－0），熊狸鼻骨异常宽阔（1－2），其余各种居中（1－1）。赤狐、青鼬、长颌带狸鼻骨呈前后近似等宽的长条形（2－0），其余各种前宽后窄（2－1）。熊狸鼻骨外缘呈向外凸出的弧形（3－1），其余各种外缘基本平直（3－0）。大灵猫、小灵猫、斑灵狸鼻骨前部两侧凸起为圆钝状（4－1），其余各种皆很尖锐（4－0）。赤狐、青鼬鼻骨与上颌骨相邻且边界较长（5－0），大灵猫、小灵猫、斑灵狸显著相邻（5－0），食蟹獴鼻骨与上颌骨相邻但边界极短（5－1），椰子狸、花面狸、熊狸、长颌带狸与红颊獴鼻骨与上颌骨不相邻，即前颌骨与额骨相接（5－1）。以上特征不排除有个别标本变异的情况。竖直方向上赤狐鼻骨后缘较泪骨更靠后（6－0），其余各种在竖直方向上鼻骨后缘皆未达到泪骨（6－1）。长颌带狸达到第一和第二上前臼齿之间空隙处，青鼬与熊狸达到第一上前臼齿前缘（7－0），大灵猫、小灵猫、斑灵狸、椰子狸、花面狸、食蟹獴与红颊獴达到第二上前臼齿后部（7－1），赤狐达到第四上臼齿后缘（7－1）。赤狐、长颌带狸鼻骨与次生颚平面之夹角较小（8－0），其他各种较大（8－1）。

额骨（Frontal）——赤狐、大灵猫、斑灵狸、椰子狸、花面狸、长颌带狸两额骨接缝处前部凹陷为凹槽（9－0），青鼬、小灵猫、熊狸、红颊獴与食蟹獴不凹陷（9－1）。熊狸额骨较为隆起（10－0），其余各种额骨低平（10－1）。赤狐额骨缝长与颅骨全长之比不到三分之一（11－0），青鼬与熊狸由于骨缝高度愈合导致无法分辨（?），其余各种皆大于三分之一（11－1）。青鼬、食蟹獴、红颊獴额骨前突较短（12－0），其余各种额骨前突尖而长（12－1）。赤狐额骨与上颌骨相接之骨缝较光滑（13－0），其余各种额骨与上颌骨相接之骨缝多凹凸（13－1）。赤狐眶上突上方两侧各存在一凹坑（14－0），其余各种皆无且呈穹顶状（14－1）。食蟹獴与红颊獴眶上突与颧骨突接近，有的个体形成眼眶环（15－1），其余各种眶上突不发达（15－0）。

前颌骨（Premaxilla）——赤狐前颌骨与次生颚夹角显著小（16－0），其余各种（16－1）。前颌骨与牙齿在竖直方向上的相对位置：青鼬前颌骨延伸至第四上前臼齿前部（17－0），赤狐、椰子狸与花面狸至第二上前臼齿中部（17－1），大灵猫、小灵猫、斑灵狸、熊狸、长颌带狸、食蟹獴、红颊獴至第一上前臼齿前缘或中部（17－2）。长颌带狸具三个门齿孔（incisive foramen）（18－0），其余各种为两个（18－1）。赤狐与长颌带狸门齿孔长宽比显著大（19－0），其余各种比值小（19－1）。青鼬前颌骨与上颌骨在门齿孔外侧交界处位于门齿孔后缘（20－0），其余各种位于门齿孔中后部（20－1）。小灵猫两侧前颌骨底部中缝末端为铲状（21－1），其余各种为尖刺状（21－0）。纵向赤狐门齿孔后缘结束于犬齿槽末端（22－0），其余各种结束于犬齿槽中部或前部（22－1）。

上颌骨（Maxilla）——赤狐上颌骨眶前部投影长度/上颌骨眶前部投影高度的值较大（23－0），其余各种比值小（23－1）。赤狐上颌骨下方眶后部投影长度/上颌骨全长的值较小（24－0），其余各种比值大（24－1）。赤狐眶下孔距颧骨垂直距离较大（25－0），长颌带狸其次（25－0），青鼬眶下孔开口颧骨后方，此距离为负值（25－1），其余各种居中（25－1）。赤狐与长颌带狸眶下孔侧扁（26－0），其余各种为卵圆形或近似三角形（26－1）。赤狐上颌骨底面平滑无孔（27－0），其余各种有或多或少的小孔或小坑（27－1）。青鼬、椰子狸、花面狸眶下孔开口位于于第四上前臼齿前部或中部，赤狐、熊狸开口于第三上前臼齿后缘（28－0），长颌带狸、食蟹獴、红颊獴开口于第三上前臼齿中后部（28－0），大灵猫、小灵猫、斑灵狸眶下孔开口位于第三上前臼齿前缘（28－1）。

泪骨（Lacrimal）——赤狐泪骨突起不明显（29－0），其余各种泪骨突起明显（29－1）。

颧骨（Jugal）——赤狐、斑灵狸、椰子狸、花面狸、长颌带狸左侧颧骨呈"S"形（右面的呈镜像）（30－0），其余各种颧骨较为平直（30－1）。赤狐颧骨前部外侧具一条起点明显的嵴（31－0），大灵猫、椰子狸与花面狸具一条起点不明显的嵴（31－0），小灵猫与斑灵狸具一条不明显的嵴（31－0），其余各种颧骨前部外侧平滑（31－1）。赤狐与斑灵狸颧骨围眶部（颧骨突至颧骨前缘）投影长度/颧骨全长的值大于 0.5（32－0），小灵猫、大灵猫、椰子狸、花面狸与青鼬此值约等于 0.5（32－1），食蟹獴、红颊獴、长颌带狸与熊狸此值小于 0.5（32－2）。赤狐、斑灵狸与长颌带狸未观察到颧骨突（不知与标本制作过程中的磨损有无关系）（33－0），大灵猫、小灵猫、椰子狸、花面狸、熊狸颧骨突不发达（33－0），青鼬颧骨突为突起小尖（33－1），食蟹獴、红颊獴颧骨突窄细呈条状（33－1）。

颚骨（Palatine）——赤狐、大灵猫、斑灵狸、椰子狸、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴两侧颚骨后方交界处有后鼻嵴，为突起小尖（34－0），其余各种无突起（34－1）。赤狐、青鼬、斑灵狸颚骨与上颌骨在次生颚处交界边缘平滑（35－0），其余各种交界边缘不平滑（35－1）。赤狐两侧颚骨交界处光滑（36－0），其余各种交界处具少量微小锯齿（36－1）。赤狐、红颊獴、食蟹獴颚骨外侧臼齿后方无尖锐突起（37－0），青鼬颚骨外侧臼齿后方平直无突出（37－0），大灵猫、小灵猫、斑灵狸、长颌带狸颚骨外侧臼齿后方有尖锐突起（37－1），椰子狸、花面狸、熊狸颚骨外侧臼齿后方有宽大突起（37－1）。赤狐颚骨后缘与齿列末端齐平（38－0），其余各种颚骨后缘位于齿列末端远后方（38－1）。

翼骨（Pterygoid）——赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸、红颊獴、食蟹獴翼骨向两侧强烈凸起（39－0），其余各种轻微凸起（39－1）。小灵猫翼骨突后上方不具供内颈动脉穿过的翼蝶骨管（Alisphenoid canal）（40－1），其余各种皆有（40－0）。

顶骨（Parietal）——赤狐、青鼬、红颊獴、食蟹獴顶骨后部无狭窄延长部（41－0），其余各种具狭窄延长部（41－1）。青鼬部分标本无矢状嵴（sagittal crest）（42－1），部分标本有（42－0），其余各种皆有（42－0）。青鼬颞嵴（temporal line）发达呈凸起状（43－1），其余各种低矮（43－0）。

颞骨（Temporal）——赤狐、青鼬颞骨颧弓（zygomatic arch）部分呈弧形（44－0），其余各种基本直伸（44－1）。赤狐颞骨下颌窝后有一粗大后臼孔（posttemporal fenestra）（45－1），其余各种无后臼孔（45－0）。赤狐下颌窝下方与听泡外前侧紧贴（46－0），其余各种相距较远（46－1）。

听泡（Auditory bulla）——赤狐、椰子狸、花面狸听泡呈三角形（47－1），其余各种为椭圆形（47－0）。红颊獴、食蟹獴听泡表面有一浅斜沟将听泡分为前后两个部分，后半部鼓胀（48－1），其余各种听泡表面无浅斜沟（48－0）。赤狐外耳道开口位于听泡中部靠后位置（49－0），青鼬、红颊獴、食蟹獴位于听泡中部靠前位置（49－1），其余各种位于听泡前部（49－2）。赤狐听泡前端比下颌窝靠前（50－0），其余各种听泡前端位于下颌窝后方（50－1）。红颊獴、食蟹獴外耳道开口下方不闭合（51－1），其余各种外耳道开口为一圆孔（51－0）。赤狐、青鼬外耳道直接开口于听泡外侧（52－0），其余各种外耳道开口于听泡前独立小泡（52－1）。

枕骨（Occipital）——大灵猫、小灵猫、斑灵狸枕骨后隆突为棱嵴状突起（53－1），其余各种枕后隆突为圆丘状（53－0）。赤狐枕骨前伸成为矢状嵴的一部分（54－0），青鼬、熊狸骨缝愈合无法辨认（?），其余各种枕骨仅参与构造人字嵴（54－1）。青鼬人字嵴为弧形（55－0），其余各种为"人"字形（55－1）。

基枕骨（Basioccipital）——从脑颅底部观察基枕骨，小灵猫显露不完全（56－1），其余各种显露完全（56－0）。小灵猫两听泡之间基枕骨形状为梯形（57－1），其余各种为方形或矩形（57－0）。

基蝶骨（Basisphenoid）——赤狐、青鼬、熊狸基蝶骨前部宽阔（58－0），其余各种基蝶骨前部狭窄（58－1）。赤狐基蝶骨与前蝶骨交界处与翼骨后缘持平（59－0），其余各种基蝶骨与前蝶骨交界处位于翼骨中部（59－1）。

前蝶骨（Presphenoid）——赤狐前蝶骨在翼骨与颚骨交界处有尖锐突起（60－0），青鼬标本无法辨认，其余各种存在钝状突起（60－1）。赤狐、大灵猫、椰子狸、花面狸、食蟹獴左右前裂孔未

合而为一（61－0），青鼬、熊狸、长颌带狸左右前裂孔合而为一，但前裂孔开口处前方的前蝶骨未愈合为一薄壁（61－1），小灵猫、斑灵狸、红颊獴左右前裂孔合而为一且前裂孔开口处前方的前蝶骨愈合成为一薄壁（61－2）。

梨骨（Vomer）——赤狐梨骨后缘位于颚骨后缘的后方（易于观察到）（62－0），大灵猫、椰子狸、花面狸梨骨后缘与颚骨后缘几乎齐平（62－1），其余各种梨骨后缘位于颚骨后缘的前方（难以观察到）（62－2）。赤狐、大灵猫、椰子狸、花面狸、熊狸梨骨后缘位置在齿列末端后方，距离明显（63－0），小灵猫、斑灵狸、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴梨骨后缘位置在齿列末端近后方（63－1），青鼬梨骨后缘位置在齿列末端近前方（63－2）。

副枕突（Paroccipital process）——赤狐、青鼬副枕突向后隆起（64－0），其余各种副枕突紧贴听泡后壁（64－1）。

间顶骨（Interparietal）——长颌带狸间顶骨存在（65－1），其余各种间顶骨不存在（65－0）。赤狐、长颌带狸颞线突出（66－0），其余各种颞线不突出（66－1）。

裂齿（Carnassial teeth）——熊狸上下裂齿无后尖（67－1），其余各种皆有（67－0）。青鼬、椰子狸、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴原尖低圆（68－0），其余各种锋利（68－1）。

上臼齿（Upmolar）——青鼬、红颊獴、食蟹獴前臼齿（premolar）无齿间隙（69－0），其余各种皆有（69－1）。青鼬第一上前臼齿细小（70－0），其余各种相对较大（70－1）。长颌带狸［类似第四上前臼齿，91019号标本甚至第二上前臼齿存在内尖（entocone），从而第二、三、四上前臼齿结构相似，分化不明显］、青鼬、斑灵狸第三上前臼齿有微小附尖（hypocone）（71－0），其余各种无附尖（71－1）。赤狐、斑灵狸第四上前臼齿原尖（procone）细小（72－0），其余各种粗大（72－1）。赤狐、斑灵狸、花面狸、熊狸第四上前臼齿原小尖（proulcone）缺失（73－0），其余各种存在（73－1）。赤狐第一上臼齿为五尖型（74－0），大灵猫、小灵猫、斑灵狸、红颊獴、食蟹獴为四尖型（74－0），长颌带狸为三尖型、青鼬原尖部分呈低平圆盘状（74－1），花面狸、椰子狸、熊狸磨损严重无法辨认（?）。青鼬、斑灵狸（疑为半成体）第二上臼齿缺失（75－0），花面狸部分缺失（75－0）、部分存在（75－1），其余各种存在（75－1）。

下颌骨（Mandible）——赤狐下颌骨最小宽度/下颌骨长的值较小（76－0），其余各种较大（76－1）。赤狐、长颌带狸下门齿几乎呈水平前伸（77－0），其余各种较为前伸（77－1）。青鼬、斑灵狸下门齿呈直线排列（78－0），赤狐、红颊獴、食蟹獴、大灵猫、小灵猫、椰子狸、花面狸、熊狸下门齿呈弧形排列（78－1），长颌带狸呈半圆形排列（78－2）。青鼬、红颊獴、食蟹獴第二下门齿退后排列（79－0），其余各种不退后（79－1）。赤狐第一下臼齿为七尖型（80－0），大灵猫、小灵猫、椰子狸、花面狸、长颌带狸为六尖型（80－0），斑灵狸、红颊獴、食蟹獴为五尖型（80－1），青鼬为四尖型（80－1），熊狸第一下臼齿齿冠磨损无法辨认（?）。赤狐、斑灵狸第一下臼齿下三角面下原峰内移，下后峰后移，三峰不呈正三角形分布（81－0），其余各种三峰呈正三角形分布（81－1）。赤狐、青鼬、红颊獴、食蟹獴第一下臼齿间距大于第一上臼齿间距（82－0），其余各种相反（82－1）。熊狸和花面狸第二下臼齿有的缺失（83－1）、有的存在（83－0），其余各种都存在（83－0）。赤狐、椰子狸第三下臼齿存在（84－0），其余各种缺失（84－1）。赤狐、青鼬、小灵猫、斑灵狸、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴前臼齿及臼齿未磨损（85－0），大灵猫、椰子狸中度磨损（85－1），花面狸、熊狸严重磨损（85－2）。青鼬、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴下齿孔至关节突的距离/下齿孔至最末一颗臼齿距离的值小于1（86－0），赤狐、大灵猫、小灵猫、熊狸、斑灵狸此值约等于1（86－1），椰子狸、花面狸此值大于1（86－2）。青鼬、小灵猫冠状突（coronoid process）为三角形（87－0），其余各种冠状突后缘上部有宽大凸起（87－1）。青鼬、熊狸、长颌带狸隅突（angular process）较短而直（88－0），赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸、椰子狸、花面狸隅突弯曲较窄近似钩状（88－1），红颊獴、食蟹獴隅突弯曲宽扁近似勺状（88－2）。

獴类无耳囊（otic capsule）（89－1），其余各种具耳囊（89－0）。灵猫科动物后腭孔位于颌腭缝之前（90－1），外群无此特征（90－0）。长颌带狸鼻镜中央沟特殊，在鼻尖附近消失，过鼻尖后复又出现（91－1），其余各种无此特征（91－0）。赤狐、青鼬、大灵猫、小灵猫、斑灵狸趾行性（92－0），椰子狸、花面狸、熊狸、长颌带狸半獴行性（92－1），红颊獴、食蟹獴不详（?）。赤狐后足具四趾（93－0），青鼬后足具五趾（93－1）其余各种后足具五趾（93－1）。赤狐、青鼬、小灵猫、椰子狸、花面狸、红颊獴、食蟹獴前足不具爪鞘（94－0），大灵猫第三和第四趾具爪鞘（94－1），斑灵狸全部具爪鞘（94－2），熊狸、长颌带狸不祥。赤狐、青鼬、红颊獴、食蟹獴爪不具伸缩性（95－0），大灵猫、小灵猫、熊狸具半伸缩性（95－1），斑灵狸、椰子狸爪可收缩（95－2），花面狸、长颌带狸不祥（?）。椰子狸、花面狸、熊狸后足第三和第四趾的趾垫分离（96－1），长颌带狸不祥（?），其余各种未分离（96－0）。青鼬、椰子狸、花面狸、熊狸、长颌带狸、红颊獴、食蟹獴踝垫与蹠垫连接（97－1），其余各种分离（97－0）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸、长颌带狸后足踝垫退化缩小甚至消失（98－1），其余各种后足踝垫发达（98－0）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸、长颌带狸前足腕垫退化缩小甚至消失（99－1），其余各种前足腕垫发达（99－0）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸腕垫与掌垫分离（100－0），其余各种腕垫与掌垫连接（100－1）。赤狐、青鼬、大灵猫、小灵猫、斑灵狸趾垫鼓胀（101－0），其余各种退化（101－1）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸趾垫表面光滑（102－0），其余各种具颗粒状突起（102－1）。赤狐、青鼬、大灵猫、小灵猫、斑灵狸足垫鼓胀（103－0），其余各种退化（103－1）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸足垫光滑（104－0），其余各种具鳞片或颗粒状突起（104－1）。赤狐、大灵猫、小灵猫、斑灵狸、花面狸、长颌带狸足垫间隙处有短毛（105－0），其余各种裸露无毛（105－1）。赤狐、青鼬、椰子狸、花面狸、熊狸、红颊獴、食蟹獴不具尾环（106－0），长颌带狸具不完全尾环（106－1），大灵猫、小灵猫、斑灵狸具完全尾环（106－2）。熊狸尾异常粗大，可缠绕物体（107－0），其余各种尾较细弱，亦无此功能（107－1）。红颊獴、食蟹獴尾基部粗大，末端尖细（108－1），其余各种缓慢变细（108－0）。大灵猫颈部具"L"型白色条纹（109－0），其余各种或具其他类型条纹，或无条纹（109－1）。

大灵猫、小灵猫、斑灵狸颈部和喉部具黑白波状领纹（110－0），其余各种无领纹（110－1）。斑灵狸背侧具不规则形状的斑块（111－1），其他各种无（111－0）。长颌带狸腰背侧具八字形黑色条斑（112－1），其他种类无（112－0）。大灵猫背中央具一条粗黑脊鬃（113－1），其他种类无（113－0）。小灵猫、斑灵狸、椰子狸体侧具圆形或卵圆形黑斑（114－1），其他种类无（114－0）。赤狐、青鼬、斑灵狸、红颊獴、食蟹獴无会阴腺（115－0），大灵猫、小灵猫、椰子狸、花面狸、熊狸、长颌带狸具会阴腺（115－1）。赤狐、红颊獴、食蟹獴具肛门腺（116－1），其余种类无（116－0）。红颊獴、食蟹獴阴茎短且尿道开口向下（117－1），其余种类无此特征（117－0）。椰子狸、花面狸、熊狸树栖（118－1），其余种类地栖或主营地栖（118－0）。熊狸耳具长簇毛（119－1），其余种类无此特征（119－0）。红颊獴、食蟹獴具可封闭耳腔的耳瓣（120－1），其他种类无（120－0）。

[1] 1－88为本工作确定的骨骼性状；89－117和119－120为外形性状，118为行为性状：其中93－0引自Lariviere & Pasitschniak-Arts（1996），93－1引自Ma et al（2001）和Wang & Fu（1987），95－1和95－2引自Allen（1938），其他引自Wang & Fu（1987）。